УДК 595.792:591.4

ОБЩИЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ БРЮШКА БРАКОНИД (HYMENOPTERA, BRACONIDAE)

В. И. Тобиас, Г. П. Дударенко

(Зоологический институт АН СССР, Институт зоологии АН УССР)

Наиболее общие процессы эволюции брюшка браконид, проявляющиеся в той или иной степени во всех крупных таксономических группах семейства, охватывают тергиты брюшка, в первую очередь 2-й и 3-й. Эти тергиты уже изначально (для семейства) модифицированы — не разделены (как обычно у Hymenoptera), а слиты. Можно выделить девять основных типов строения брюшка браконид.

I тип. Все тергиты, кроме 1-го, имеют вид цельных склеритов; на 1-м тергите отчленена его боковая часть — латеротергит (рис. 1, *1*). Дорсальные части 2-го и 3-го тергитов слиты, а латеральные — разделены межсегментальной мембраной. Все тергиты, в т. ч. вершинные, прямоугольные, приблизительно одинаковы по размеру; 4—7-й сильно выступают за 3-й.

Браконилы с подобным строением брюшка имеются во всех крупных подсемействах: Braconinae (роды *Rhoptocentrus* Marsch., *Hormius* Nees, *Rhysipolis* Foerst.), Helconinae (*Baeacis* Foerst., *Taphaeus* Wesm., *Diospilus* Hal.), Calyptinae (*C. pallidipes* Nees и близкие виды), Euphorinae (*Blacus* Nees, *Pygostolus* Hal.), Microtypinae (*Eubadizon* Nees), Microgasterinae (*Asiacardiochiles* Tel., *Microplitis* Foerst., *Apanteles* Foerst.,), Agathidinae (*Rhamphagathis* Tobias), Opiinae (*Opius* s. str., *O.* (*Biosteres* Foerst.), Alysiinae (*Orthostigma* Ratz., *Phaenocarpa* Foerst., *Aphaereta* Foerst., *Idiasta* Foerst., *Anysocyrta* Foerst. *Cratospila* Foerst., *Protodacnusa* Griff.). Особенно много форм с таким строением брюшка в подсемействе Alysiinae, немногим меньше — в подсемействе Braconinae.

Отклонением от I типа является брюшко некоторых браконид, у которых 2-й и 3-й тергиты сращены полностью по всей их ширине; вершинные тергиты также генерализованные, снаружи хорошо видны. Такое строение брюшка свойственно представителям подсемейства Alysiinae (роды *Alysia* Latr., *Pentapleura* Foerst., *Aspilota* Foerst., *Synaldis* Foerst., *Dapsilarthra* Foerst., *Coelinidea* Niez., *Chorebus* Hal., *Chaenusa* Hal., *Synelix* Foerst., *Exotela* Foerst., *Dacnusa* Hal.), а также некоторым представителям подсемейств Braconinae (роды *Dendrosoter* Wesm., *Spathius* Nees, *Ecphylus* Foerst., *Oncophanes* Foerst.), Euphorinae (*Allurus* Foerst., *Centistes* Hal., *Myiocephalus* Marsh.) и Opiinae (*Euritenes* Foerst.).

II тип. 2—3-й латеротергиты брюшка постепенно отчленяются (до полного отчленения), но при этом, как правило, сохраняется генерализованное строение вершинных тергитов. В пределах этого типа можно выделить пять вариантов строения брюшка.

Первый вариант. Все тергиты приблизительно равны по форме и размеру, на 2-м тергите развит полностью отчлененный латеротергит, вершинные тергиты снаружи хорошо видны. К этому варианту относится брюшко браконид следующих родов: *Doryctodes* Hell., *Colastes* Hal.,

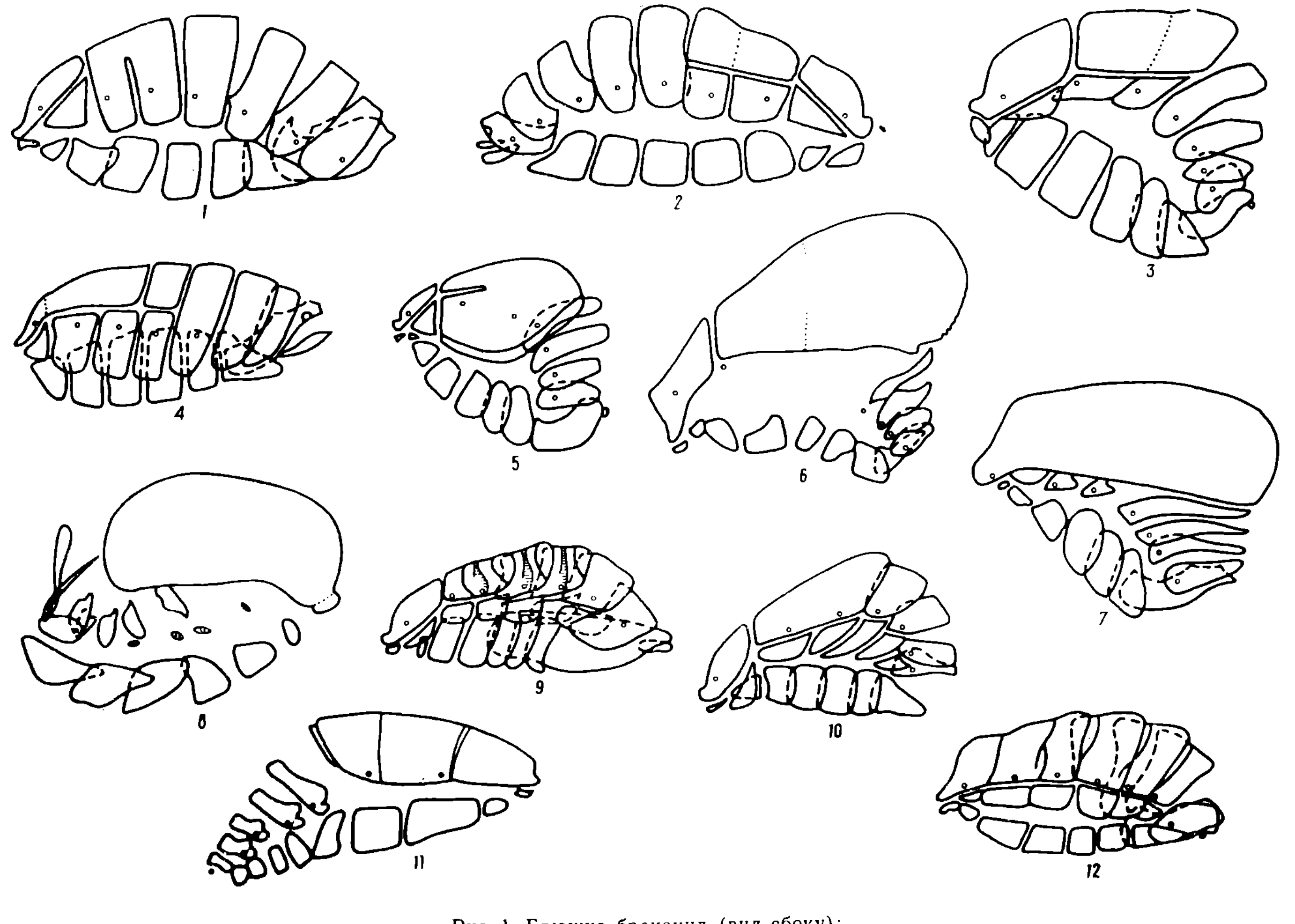


Рис. 1. Брюшко браконид (вид сбоку):

1 — *Blacus ruficornis* Nees; *2* — *Ichneutes reunitor* Nees; *3* — *Allodorus lepidus* Halid.; *4* — *Myriola ferula* Tobias; *5* — *Foersteria talitzkii* Tobias; *6* — *Sigalphus irrorator* F.; *7* — *Schizoprymnus hilaris* H.-Sch.; *8* — *Chelonus annulatus* Nees; *9* — *Heterospilus testaceus* Tel.; *10* — *Symphya hians* Nees; *11* — *Lysitermus pallidus* Foerst.; *12* — *Telengaia centralis* Tobias.

Xenarcha Foerst., *Cyanopterus* Hal., некоторые виды *Bracon* F. (Braconinae), *Euphorus* Nees, *Syntretus* Foerst., *Cosmophorus* Ratz., *Perilitus* Nees, *Dinocampus* Foerst. (Euphorinae), *Zele* Curt. (Zelinae), *Microtypus* Ratz. (Microtypinae), *Cardiochiles* Nees, *Microgaster* Latr. (Microgasterinae) и *Agathis* Latr., *Baeognatha* Kok., *Disophrys* Foerst., *Cremnops* Foerst. (Agathidinae).

Второй вариант. 3-й латеротергит частично отчленен, вершинные тергиты, сохраняя генерализованный облик, иногда могут быть значительно втянуты под сильно разросшиеся 2—3-й тергиты. К этому варианту относится брюшко браконид родов *Doryctes* Hal., *Popoviella* Tobias и *Vipio* Latr. (Braconinae), *Helcon* Nees, *Helconidea* Vier., *Aspidocolpus* Wesm. (Helconinae), *Meteorus* Hal., *Elasmosoma* Ruthe (Euphorinae), Macrocentrinae, *Orgilus* Hal. s. str. (Microtypinae), *Protomicroplitis abdominalis* Nees (Microgasterinae), *Braunsia* Kriechb. (Agathidinae), *Ademon* Hal. (Opiinae), *Sarops* Nixon (Alysiinae).

Третий вариант. Брюшко с полностью отчлененными 2—3-м латеротергитами, вершинные тергиты сохраняют генерализованный облик, снаружи обычно хорошо видны, иногда значительно втянуты под сильно разросшиеся 2—3-й тергиты (рис. 1, *2*). Сюда относится брюшко браконид следующих родов: *Cenocoelius* Westw. (Helconinae), *Ichneutes* Nees и *Proterops* Wesm. (Ichneutinae), некоторые виды *Protomicroplitis* Ashm. (Microgasterinae), *Polemochartus* Schulz. (Alysinae).

Четвертый и пятый варианты. Брюшко с сильно разросшимися 2—3-м тергитами (латеротергиты частично или полностью отчленены), при этом у представителей родов *Allodorus* Foerst. и *Acampsis* Wesm. образуется слабый панцирь; вершинные тергиты, сохраняя генерализованный облик, значительно или полностью втянуты под панцирь. К четвертому варианту относится брюшко *Calyptus atricornis* Ratz. и родственных видов; им свойственно укороченное брюшко с относительно сильно развитыми 2—3-м тергитами, частично отчлененным 3-м латеротергитом и значительно втянутыми вершинными сегментами, которые, однако, еще выступают за 2—3-й тергиты. К пятому варианту относится брюшко представителей рода *Allodorus* подсемейства Calyptinae (рис. 1, *3*) и представителей рода *Acampsis* подсемейства Sigalphinae. У этих браконид образуется панцирь с полностью втянутыми вершинными тергитами (у некоторых видов рода *Allodorus* вершинные тергиты слабо видны на конце брюшка).

Для брюшка I и II типов характерно подвижное сочленение 1-го и 2—3-го тергитов.

III тип. Дорсальные части 1—3-го тергитов сливаются в единый склерит, который в отличие от такового истинных «панцирных» форм сравнительно слабо склеротизован; латеротергиты первых трех сегментов хорошо развиты, вершинные тергиты генерализованные и снаружи хорошо видны. К этому типу относится брюшко браконид родов *Adelius* Hal. и *Myriola* Shest. подсемейства Adeliinae (рис. 1, *4*).

IV тип. Брюшко образует панцирь, со своеобразным строением 2-го и 3-го тергитов (рис. 1, *5*). 2—3-й латеротергиты входят в состав панциря; 2-й латеротергит сливается с боковой частью 3-го тергита, причем они сильно разрастаются; сочленение 1-го и 2—3-го тергитов подвижное, вершинные тергиты редуцированы сильнее, чем у *Allodorus*, полностью втянуты под панцирь. К этому типу относится брюшко браконид родов *Foersteria* Szepl. и *Polydegmon* Foerst. подсемейства (Calyptinae).

V тип. 1—3-й тергиты сильно разрастаются, особенно 3-й, который значительно подогнут на вершине; сочленение 1-го и 2-го тергитов

подвижное; 1—3-й латеротергиты полностью редуцированы (2—4-я пары дыхалец открываются на мембране); сильно редуцированные вершинные тергиты снаружи не видны, втянуты под панцирь. Примером служит брюшко браконид *Sigalphus* Latr. подсемейства Sigalphinae.

VI тип. 1—3-й тергиты полностью слиты в панцирь, 1—3-й латеротергиты редуцированные, но все же сохраняются в виде довольно крупных округлых склеритов; вершинные тергиты, хотя и полностью втянуты под панцирь, развит в большей или меньшей степени, сравнительно крупные. К этому типу относится брюшко браконид родов *Triaspis* Hal. и *Schizoprymnus* Foerst. подсемейства Calyptinae (рис. 1, *7*).

VII тип. 1—3-й тергиты также полностью слиты в панцирь, 1—2-й латеротергиты сильно мембранизированные и редуцированные (2—3-я пары дыхалец иногда открываются на мембране); все вершинные тергиты втянуты под панцирь. У браконид рода *Phanerotoma* Szepl. они сравнительно крупные, а у браконид родов *Chelonus* Jur. и *Ascogaster* Wesm. сильно редуцированные (рис. 1, *8*).

В пределах последних двух типов в строении брюшка браконид происходят значительные изменения: от сравнительно слабого панциря с ясными швами между тергитами до мощного панциря без швов, сильно подогнутого сзади и с боков, нередко снабженного сзади зубцами (Дударенко, 1974).

VIII тип. Дорсальные части тергитов значительно склеротизованы, латеротергиты отчленены не только на первых трех тергитах (рис. 1, *9*), но наблюдается тенденция к отчленению или полное их отчленение на вершинных тергитах брюшка. В пределах этого типа можно выделить пять вариантов строения брюшка.

Первый вариант. Вершинные тергиты сохраняют, как правило, генерализованный облик, снаружи обычно хорошо видны, а их латеротергиты отделены от дорсальных частей лишь линией десклеротизации. Иногда такое отчленение вершинных латеротергитов имеется только на 4—5-м тергитах, а на 6—7-м его нет. К этой группе относится брюшко браконид следующих родов: *Ghaptodon* Hal., *Clinocentrus* Hal., *Chremilus* Foerst., *Pambolus* Hal., *Atanycolus* Foerst., *Glabriolum* Shest. (Braconinae), *Petalodes* Wesm., *Rogas* Nees (Rogadinae) и *Orgilus (Ischiolus) claripennis* Ivan. (Microtypinae).

Второй вариант. Латеротергиты на вершинных тергитах (обычно кроме 7-го) полностью отчленены. Сюда относится брюшко браконид родов *Heterospilus* Hal., *Odontobracon* Cam., *Rhaconotus* Rhute., *Pareucorystes* Tobias, *Eucorystes* Marsh., *Hecabolus* Curt., *Hecabolodes* Wilk., *Iphiaulax* Foerst., некоторых видов родов *Bracon, Habrobracon* Ashm., *Glyptomorpha* Holmgr. (Braconinae), *Pelecystoma* Wesm. (Rogadinae), а также *Orgilus (Ischiolus) rugosus* Neew (Microtypinae).

В брюшке первых двух вариантов сочленение между 1-м и 2—3-м тергитами подвижное.

Третий вариант представляет брюшко браконид родов *Trachyusa* Ruthe. и *Symphanes* (=*Bobekia* Niez.), а четвертый — *Symphya* Foerst. (Alysiinae). 2—3-й тергиты брюшка представителей первых двух родов сильно разрастаются, крупные вершинные тергиты, разделены линией десклеротизации на дорсальную часть и латеротергиты, сильно втянуты под основные тергиты. 2—3-й тергиты более специализированного брюшка *Symphya* (рис. 1, *10*) образуют хорошо развитый панцирь, вершинные тергиты полностью втянуты, латеротергиты на них полностью отчленены (отделены мембраной).

Пятый вариант. 1—3-й тергиты образуют панцирь с неподвижно сочлененными 1-м и 2—3-м тергитами, их латеротергиты полностью редуцированы, а на вершинных тергитах, втянутых под пацирь, частично отчлененные латеротергиты редуцируются, соединяясь со своими дорсальными частями лишь сзади. К этому варианту относится брюшко *Lysitermus* Foerst. (рис. 1, *11*).

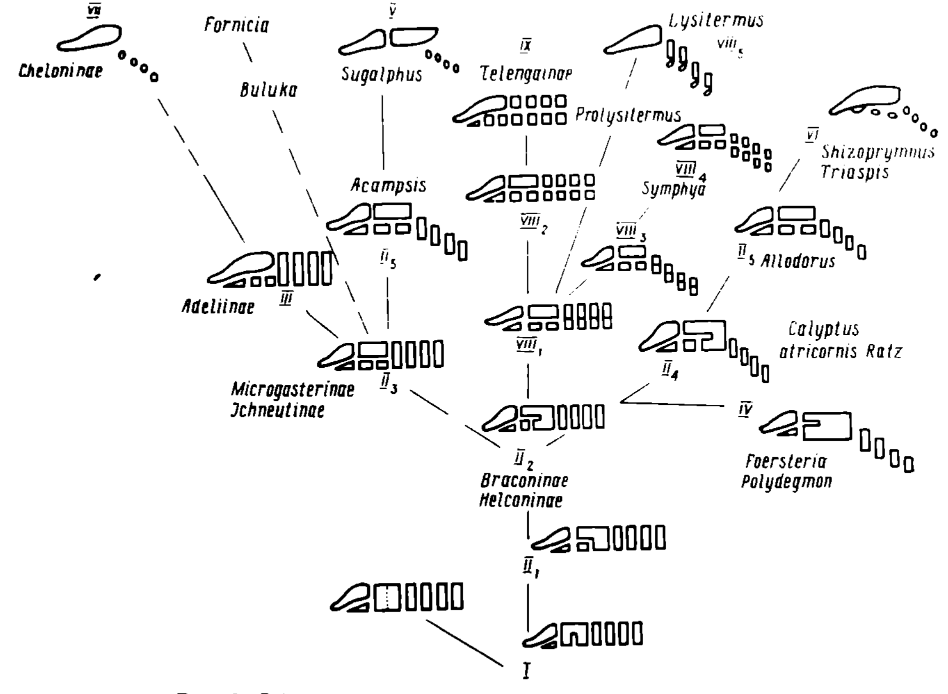


Рис. 2. Общие направления эволюции брюшка браконид:
I—IX — типы строения брюшка; индексы 1—5 — варианты типов строения брюшка.

В брюшке всех представителей VIII типа, кроме *Lusitermus,* латеротергиты 2—3-го тергитов крупные, хорошо развитые, сочленение между 1-м и 2—3-м тергитами подвижное.

IX тип. 1—3-й тергиты сливаются в сильно склеротизованный панцирь, продолжением которого являются столь же сильно склеротизованные дорсальные части вершинных тергитов, далеко выступающие за 3-й тергит; на всех тергитах развиты полностью отчлененные латеротергиты. К этому типу относится брюшко *Telengaia* Tobias из монотипичного подсемейства Telengainae (рис. 1, *12*). Тип брюшка *Telengaia* принципиально отличается от всех других типов брюшка со слитыми 1—3-м тергитами тем, что у последних при слиянии 1—3-го тергитов вершинные тергиты редуцируются и втягиваются под первые три тергита.

I тип строения брюшка является, очевидно, плезиоморфным для семейства Braconidae, поскольку свойственен наиболее генерализованным и по другим признакам представителям этой группы перепончатокрылых. Подобное строение брюшка, если не считать слитых дорсально 2-го и 3-го тергитов, характерно в целом для генерализованных перепончатокрылых, в т. ч. для наиболее близкого к браконидам семейства Ichneumonidae (Richards, 1956). От исходного генерализованного типа могут быть выведены все остальные типы строения брюшка браконид, демонстрирующие постепенное его усложнение (рис. 2).

Уклонившимся от основных направлений эволюции брюшка является упомянутый выше вариант I типа. Можно полагать, что полное срастание 2-го и 3-го тергитов, характерное для этого варианта, как бы отражает инерцию проявившейся в самом основании эволюционного ствола браконид тенденции к слиянию 2-го и 3-го тергитов. Функциональное значение такой тенденции пока не ясно. У специализированных Euphorinae с широкосидячим брюшком типа *Allurus* полное слияние 2—3-го тергитов, по-видимому, функционально связано с усилением основания брюшка, которое вызвано переходом к заражению взрослых жуков с сильно склеротизованными покровами (Тобиас, 1965). Однако такое объяснение не подходит для Alysiinae — паразитов пупариев двукрылых и для Braconinae, у которых хозяева (скрыто живущие личинки) те же, что и у близких к ним форм с неполностью слитыми тергитами. Тем более такое объяснение не годится для представителей рода *Spathius*, у которых стебельчатое брюшко с тонким и длинным 1-м тергитом.

Одно из основных направлений эволюции брюшка большинства других групп браконид связано с отчленением сначала 2-го или 2-го и 3-го (II тип) латеротергитов. Отделение латеротергитов в определенной степени связано с усилением склеротизации 2-го и 3-го тергитов. Дальнейшая склеротизация и разрастание их (а также 1-го) приводят к образованию панциря (независимо в разных группах), под который втягиваются вершинные тергиты (Тобиас, 1967; Дударенко, 1974).

От форм с брюшком II типа (второй вариант) дивергенция браконид пошла в трех направлениях. В одном из них дивергируют формы, у которых латеротергиты отчленены на всех тергитах (многие Braconinae, все Rogadinae, из Alysiinae — *Trachyusa, Symphanes* и *Symphya*). Завершающим этапом этого направления эволюции брюшка является появление двух типов панциря со сросшимися 1—3-м тергитами. С одной стороны, это брюшко *Lysitermus* с полностью втянутыми под панцирь вершинными тергитами и полностью редуцированными 1—3-м латеротергитами, а с другой — брюшко *Telengaia* с сильно склеротизованными вершинными тергитами, не втянутыми под основные тергиты, и сохранившимися 1—3-м латеротергитами. Переходным к панцирю брюшка *Lysitermus* является брюшко браконид близкого к последнему рода *Prolysitermus* (Braconinae), а также брюшко *Symphya* (Alysiinae), у которых 1-й и 2—3-й тергиты сочленены еще подвижно.

В двух других направлениях идет эволюция брюшка групп браконид, в конечном счете образующих ряд крупных таксонов (подсемейств), у представителей которых (Calyptinae, Sigalphinae, Cheloninae, Adeliinae), как правило, хорошо развит панцирь. У исходных для этих групп вариантов ярко проявляется тенденция к сильному разрастанию 1—3-го тергитов и втягиванию под них вершинных тергитов.

Первоначально эволюция идет от исходного типа по пути частичного или полного отчленения латеротергитов (кроме 2-го) на 3-м тергите (варианты второй — четвертый) к малоспециализированному брюшку, встречающемуся во многих крупных таксонах браконид, таких как подсемейства Helconinae, Calyptinae, Euphorinae, Agathidinae, Microgasterinae и др. От этого типа может быть выведено брюшко браконид близких подсемейств — Cheloninae и Adeliinae, у которых произошло быстрое без промежуточных этапов слияние 1—3-го тергитов в единый склерит. У Adeliinae тергиты сравнительно слабо склеротизованы, швы между ними исчезли, а латеротергиты и вершинные тергиты сохраняют генерализованный облик. Слитые в панцирь основные тергиты брюшка Cheloninae сильно склеротизованы. Однако у генерализованного рода этого подсемейства — *Phanerotoma* швы между тергитами сохраняются. Лате-

ротергиты у *Phanerotoma* сильно десклеротизованы, но все же заметны и расположены у боковых краев панциря, а вершинные тергиты сохраняют относительно генерализованный облик. У большинства же Cheloninae, представленных крупными родами *Chelonus* и *Ascogaster,* панцирь без швов, а латеротергиты редуцированы до небольших склеритов, несущих дыхальца и расположенных в мембране далеко от боковых краев панциря; вершинные тергиты у них сильно десклеротизованы и редуцированы.

От типичных Microgasterinae с относительно генерализованным брюшком (третий вариант II типа), очевидно, дивергировали панцирные микрогастерины с брюшком типа *Fornicia* и *Buluka.* От него же, надо полагать, развилось сравнительно генерализованное брюшко *Acampsis* (пятый вариант II типа), приведшее в результате дальнейшей эволюции к высокоспециализированным *Sigalphus* (V тип) и *Minanga.* У *Acampsis* сохраняется подвижное сочленение 1-го и 2-го тергитов, хорошо развиты латеротергиты основных тергитов брюшка, генерализованные вершинные тергиты приблизительно равных размеров. В дальнейшем у *Sigalphus* происходит полная редукция латеротергитов и сильная мембранизация вершинных тергитов; у *Sigalphus* еще сохраняется, однако, плезиоморфный признак — подвижное сочленение 1-го и 2-го тергитов. У тропического *Minanga,* который по жилкованию крыльев, несомненно, должен быть отнесен к подсемейству Sigalphinae, три основных тергита полностью срастаются в единый панцирь.

Еще одно направление эволюции вырисовывается при рассмотрении подсемейства Calyptinae. От брюшка *Calyptus atricornis* Ratz. (четвертый вариант II типа) и *Allodorus* (пятый вариант II типа) легко выводится панцирь *Triaspis* (на нем сохраняются швы между тергитами) и *Schizoprymnus* (для большинства видов этого рода характерна полная редукция швов). И у *Triaspis,* и у *Schizoprymnus* сохраняются латеротергиты, а вершинные тергиты сравнительно генерализованного облика. У специализированных видов рода *Schizoprymnus (Sch. opacus* Thoms., *Sch. angustatus* Hal.) латеротергиты и вершинные тергиты в значительной мере редуцируются, вершина панциря сильно подогнута вперед. По-видимому, от брюшка, близкого к таковому *Calyptus atricornis* Ratz., с не отчлененным еще 3-м латеротергитом произошло своеобразное по строению панциря брюшко *Foersteria* и *Polydegmon.*

Описанные направления в эволюции брюшка браконид (увеличение размеров 1—3-го тергитов, образование панциря путем их разрастания и слияния при параллельно идущей редукции вершинных тергитов, отчленение латеротергитов и последующая их редукция) являются проявлением общей закономерности,— тенденции к увеличению склеритов в основании брюшка за счет редукции вершинных тергитов (а также латеротергитов основных сегментов). Такая тенденция справедливо оценивается как стремление к структурному совершенству, лучшей защите внутренних органов при тех же, что и у менее совершенных форм, энергетических затратах (которые для паразитов ограничены энергетическими ресурсами их хозяев) и, в конечном счете, к созданию селективного преимущества (Ivanochko, 1971).

ЛИТЕРАТУРА

Дударенко Г. П. 1974. Формирование панциря брюшка браконид (Hymenoptera, Braconidae) и некоторые вопросы классификации семейства. Энтомол. обозр., т. 53, в. 1.

Тобиас В. И. 1965. Родовые группировки и эволюция подсемейства Euphorinae (Hymenoptera. Braconidae). ч. 1. Там же, т. 44, в. 4.

Его же. 1967. Очерк системы, филогении и эволюции семейства Braconidae (Hymenoptera). Там же, т. 46, в. 3.
Ivanochko M. 1971. An evoluation of some of the factors that may contribute to proliferation of Braconid parasites. Proc. Ent. Soc. Ontario, v. 102.
Richards O. W. 1956. Hymenoptera. Introduction and keys to families. Handbooks for the identification of British insects, v. VI, p. 1.

Поступила 11.XI 1973 г.

GENERAL TRENDS IN EVOLUTION OF BRACONIDAE (HYMENOPTERA) ABDOMEN

V. I. Tobias, G. P. Dudarenko

(Zoological Institute, Academy of Sciences, USSR; Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

Formation of the abdomen test from the first three tergites is one of the main trends (or tendencies) in evolution of Braconidae family. In all the big subfamilies of the Braconidae family there are both generalized and specialized «testaceous» forms. The investigations carried out permitted establishing that the abdomen evolution in many subfamilies of the investigated family proceeds simultaneously and independently and results in formation of the abdomen similar in its external structure in different not closely-related groups of Braconidae.